植 物 分 类 学 报

第19卷 第2期　　ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA　　1981年5月

裸子植物次生木质部的进化趋势

喻 诚 鸿

（中国科学院华南植物研究所）

摘　　要

根据化石的和现代的有关裸子植物次生木质部的解剖资料，对这一类群植物次生木质部各种解剖成分的进化趋势进行了分析，提出了它们各自的进化途径。

一、引　　言

植物各种器官或组织的形态进化趋势，是植物系统发育研究工作中的一个重要组成部分，也是建立系统发育的分类系统所必不可少的证据。由于在这方面的研究还远远落后于客观的需要，因此，现今一般称之为“系统发育的”分类系统，充其量来说，只不过是利用了极为有限的一些可靠的形态进化证据，对基本上仍属于自然分类系统的所谓“系统发育的系统”作些系统发育的解释而已。

就种子植物而言，除了在被子植物次生木质部方面积累了一些较为可靠的形态进化资料外，其它如韧皮部、花的结构、节的解剖、花粉、气孔、筛管分子中的质体亚显微结构……等方面，大多仍处于论证或资料积累的阶段。至于裸子植物次生木质部的形态进化问题，虽早在本世纪初，Jeffrey[26] 在论述木本维管植物的形态进化时，有过比较全面的分析，往后则仅有 Bailey[5—7]对管胞的纹孔式，Greguss[22] 对木射线，Thomson 等[34]对树脂道以及 Jain[23] 对木射线管胞和树脂道进行过研究，而比较全面的论述则仍未出现。近六十年来，不论是在植物解剖学或古植物学方面，都有不少的进展。特别是在六十年代初，Beck[10—13]发现原来被人们认作裸子植物的一个木材器官属——美木属 Callixylon，与另一个被认作蕨类植物的叶器官属——古蕨属 Archaeopteris，实际上都是从同一种蕨类植物的两个不同器官的化石而建立的。他将这一类具有裸子植物木材结构的蕨类植物，称之为原裸子植物（Progymnosperm）。这不仅对裸子植物次生木质部形态进化的研究有着重要的意义，对裸子植物的系统发育研究也是十分有意义的。因此，我们对裸子植物次生木质部的形态进化，进行了一次全面的分析，整理成此文。

二、管　　胞

管胞的进化趋势主要反映在下列几个方面：管胞的平均长度、类型，纹孔的构造、大小、排列的方式——纹孔式等几个方面。管胞在长度方面的进化趋势，即由长逐渐变短[8]，作者已于前文[1]报道，这里只对下面的几个特征予以说明：

1. 具梯状纹的管胞较具缘纹孔的管胞为原始：在裸子植物的木材管胞中，在现存的

类群内，只有苏铁科的 Stangeria 属是梯状加厚的[31]。从化石材料来看，也只有在中生代的拟苏铁属 Cycadeoida 中有此记载[4]。然而，从古生代迄今，绝大多数裸子植物的木材管胞都是具缘纹孔的。如果简单地从上面的情况来看，具缘纹孔的管胞应发生在具梯纹加厚的管胞之前。也就是说，具缘纹孔的管胞较具梯纹加厚的为原始。但若从整个维管植物群来考察，梯纹加厚的管胞主要出现在较低等的古生代蕨类植物——木本石松类次生木质部的管胞中。而真蕨、种子蕨以及其他的一些裸子植物木材的管胞，则基本上都是属具缘纹孔的。有趣的是在较低等的古生代木本石松蕨类木材中，也偶而有具缘纹孔的管胞出现。以具管状中柱的封印木 Sigillaria 为例，在它们的次生木质部中，主要都是由梯纹加厚的管胞所组成，但偶而也出现有具缘纹孔的管胞。而在另一类具原生中柱的鳞木属 Lepidodendron 的木材管胞中，则全部都是梯纹加厚的[4]。由于原生中柱较管状中柱更为原始[1,18]，则封印木应较鳞木为进化，而具缘纹孔的管胞也在此出现。这也可以帮助说明具缘纹孔的管胞比具梯纹加厚的要进化。此外，从个体发育的研究中更可以获得有力的支持。在初生木质部中，管状细胞次生壁的加厚总是由环纹状→螺纹状→梯纹状或网纹状，最后才出现有具缘的纹孔。Bierhost[16—17] 也从大量的观察中证实，在管胞壁上的具缘纹孔是从网纹加厚逐步演化而来的。因此，我们认为具梯纹的管胞较具缘纹孔的为原始。

2. 不具孔塞的具缘纹孔较具孔塞的为原始：在古生代的裸子植物木管胞中，它们的具缘纹孔都不具孔塞，这一特征只有在中生代的化石中才开始出现[26]。Beck[14] 也指出，在上泥盆纪的原裸子植物木材中，可以作为鉴定裸子植物木材的特征，除孔塞外，几乎均已发生。从个体发育的材料来看，在松属木材中，靠近初生木质部的那些木材管胞中，其具缘纹孔均不具孔塞；只有在较晚发生的管胞中，孔塞才在具缘纹孔中出现。因此，我们认为：不具孔塞的具缘纹孔较具孔塞者为原始。

3. 管胞的纹孔式：以南洋杉型（araucarian type）最原始，通过中间型或过渡型（intermediate or transitional type），进化到松柏型（coniferous type）。

所谓南洋杉型的管胞纹孔式乃指管胞壁上的具缘纹孔较小、较多、密集地排列成一至多纵列。在一列以上时为典型的互列。由于过度密集以致纹孔的轮廓多呈六角形。它同现代的南洋杉属木材管胞的纹孔式很近似，故名。这一类的管胞纹孔式仅出现在古生代的裸子植物及原裸子植物的木材管胞中，Dadoxylon, Araucarioxylon 及 Callixylon 等属的管胞纹孔式均属此类。由于这一类纹孔在中生代的地层中便已绝迹，因此，在六十年代以前，古植物学家们均将管胞具南洋杉型纹孔式的木化石鉴定为古生代的裸子植物。至今虽已失去了这一意义，但从系统发育的观点来看，其古老性则是十分明显的。

与南洋杉型呈明显对比的为松柏型的纹孔式，其特征为纹孔较大、数目较少、圆形、疏松或较疏松地排列成一、两或数纵列，在一列以上时呈对列。这也就是现代松柏类木材管胞纹孔式的特点。

中生代裸子植物木材管胞的纹孔排列情况则介于上述两种类型之间，是兼具以上二者特征的混合型。在中生代的 Cedroxylon transiens 管胞中，其纹孔既有相互排列的也有相对排列的；既有数量较少、排列较疏松的，也有数量较多、排列较密些的。又如在 Araucariopitys americana 管胞中，虽大多为单列的，但也有两列呈对列或互列的。因此 Bailey[6] 称

其为中间型或过渡型。

根据以上的一些事实，我们可以将纹孔式的进化趋势概括如下：纹孔从数量较多、直径较小、多角形、密集地相互排列成多列或一纵列，逐步演化为数量较少、直径较大、圆形、疏松或较疏松地排列成为单列或二至多列的对列。

4. 眉条：在古生代木化石管胞壁上，从未出现过这一解剖特征。从中生代起直到现代的松柏类木材管胞壁上，则普遍具有。从个体发育的材料来看，在松柏类的初生木质部以及靠近它们的那些次生木质部的管胞壁上都没有眉条，但在较晚形成的那些管胞壁上则具有。这都足以说明它在管胞的进化历程中是一种特化的标志。Arnold[3] 曾推断在美木管胞初生壁上的条状加厚可能是眉条的同类结构物。虽然目前还缺乏有力的证据来说明眉条乃起源于此，但也启发我们去思考：眉条这一个解剖特征在系统发育过程中，可能是经历了一个漫长的进程才逐渐发展而来的。

5. 螺纹加厚（三生加厚）：被子植物管状细胞壁上的螺纹加厚乃是进步的特征[21]，而在裸子植物木管胞壁上的螺纹加厚则是古老的。它在古生代的一些木材属，如 Prototaxoxylon, Platyspiroxylon, Bieroxylon 等属的管胞壁上便已出现[27]。在现代的某些松科植物，如云杉属、落叶松属的一些种类中，在它们幼龄木材管胞壁上是经常有螺纹加厚的，而在成龄的木管胞壁上则已消失。也有个别种类，如 Picea neoveitchii，则在其成龄的木管胞中仍未消失[2]。因此我们认为，螺纹加厚并不是进化的标志而是一个比较原始的特征。

三、木薄壁组织

总的说来，在裸子植物的次生木质部中，木薄壁组织远不如在被子植物中那么发达。在古生代的木化石中，都没有木薄壁细胞，直到中生代，才与生长轮相伴随而发生[26]。Jeffrey 观察到在古生代苛达木中以及现代松柏类木材中，在组成索状管胞的那一串细胞里，往往夹杂着有具单纹孔的细胞。他推断木薄壁细胞是从索状管胞进化而来的。他还推断木薄壁细胞最初总是零星地分布在一个生长轮的轮界处，往后逐渐散生在晚材部分，最后则在整个生长轮中都有分布。如此，则木薄壁组织的进化途径应当是从不具木薄壁组织进化到轮界星散地分布，再进化到星散或星散聚合地分布于整个生长轮中。

四、木射线

在裸子植物的木射线中，有的只有木射线薄壁细胞，有的则兼有木射线薄壁细胞与木射线管胞两种成分。在木射线中所出现的木射线管胞究竟是一种原始的特征还是进化的标志，在植物解剖学者之间，一直存在着两种对立的观点。Jeffrey[25] 观察到在受伤的杉木木射线中出现了木射线管胞，往后又在许多不具木射线管胞的松柏类木材中观察到，在受创伤后往往都有木射线管胞出现。他从返祖律的观点出发，认为木射线管胞乃是一个古老的特征。与此相反，另一些学者则认为它是一个进化的特征。Thompson[33] 从受伤的一种松木 Pinus resinosa 中观察到一系列的管胞，其形状在阶梯式地不同的程度上介乎于木射线管胞与木管胞之间，因而认为木射线管胞是木管胞沿着木射线的边缘逐步由纵向而转变成水平向排列所演化而来的，因而是进步的特征。Jain[23]从保守器官律的观点出发，认为在那些具有木射线管胞的松科植物中，在它们的球果轴中都没有木射线管胞存在，由于

球果轴被认作为植物体中最为保守的器官,因而主张木射线管胞乃是进步的特征。

由于这两派的观点都“持之有据”,也都“言之成理”,所以这个问题迄今仍未妥善解决。我们认为,木射线管胞是一个比较原始的特征。因为在整个维管植物中,被子植物的木射线都不具木射线管胞。但全部由木射线管胞所组成的木射线,也只有在古生代的一些较低等的蕨类植物,如詹氏石松蕨 Lepidodendron johnsonii 的木材中出现。它们的木射线便都是由与管胞完全相似的木射线管胞所组成[4]。在这一类植物的根器官属——根座属(Stigmaria)中也是如此[31-32]。但是在较高等的蕨类植物、原裸子植物以及裸子植物的木射线中,有的是由木射线管胞与木射线薄壁细胞两者所组成,更多的是由木射线薄壁细胞一种成分所组成,从未发现过全部由木射线管胞所组成的,只是其中也有些窄而低的木射线全部都是由木射线管胞所组成的。这种现象,既可以在泥盆纪的原裸子植物木材中找到[14],也可以在现在的裸子植物木材中出现[2]。因此,从整个维管植物的系统发育历史来看,从进化不可逆的观点来推断,在最原始类群的次生木质部中,横向排列的木射线细胞,可能全部都是管胞型的,正如它们纵向排列的细胞那样,全部都是由管胞组成,而木射线薄壁细胞则是往后进化而得的。

上述的这些推断,仍有待用实验的方法,从形成层原始细胞的分化来加以证实。

五、树 脂 道

关于树脂道的进化问题,与木射线管胞一样,也存在着两种对立的观点。由于正常情况下这两种解剖成分在不具有它们的种类中,在受创伤后都很容易出现,因此,凡是主张木射线管胞为原始特征的也一定认为树脂道是原始的;凡认为木射线管胞是进化的,也认为树脂道是进化的。我们的看法是,在现代的裸子植物中,这两个解剖成份虽然经常同时出现在同一种植物的次生木质部中,但从化石材料看,在古生代的蕨类植物、原裸子植物以及裸子植物的次生木质部中,它们并不是同时出现的。因为树脂道这一解剖成份直到中生代的侏罗纪中期,才在一些化石木材如 Pityoxylon[32] 中出现。所以在古生代具有木射线管胞的木材中并没有树脂道与它们同时共存。因此不宜将它们在进化上等量齐观。

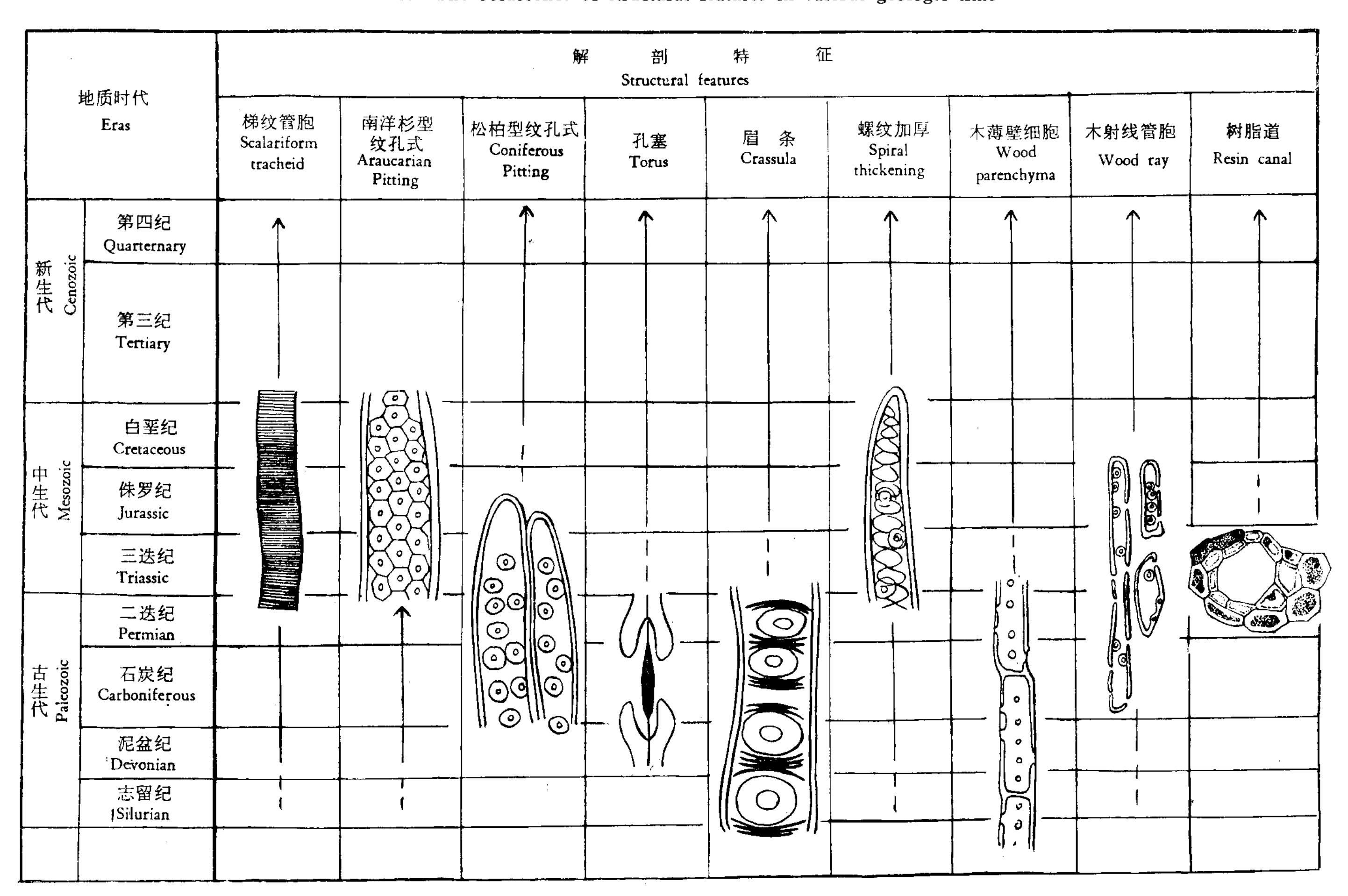
关于树脂道的起源,Penhallow[29] 认为是在一些聚合的木薄壁细胞间发生的。我们也认为,它的发生应当在次生木质部中有了木薄壁细胞之后才有可能,这是因为构成树脂道的上皮细胞,不论是已木质化的、厚壁的或未木质化的、薄壁的,在机能上与形态结构上都属薄壁细胞的范畴。所以它们的发生是比较晚的,是一种特化的标志。Thomson 等认为,正常的树脂道是创伤树脂道在系统发育过程中对创伤反应的不断积累而获得的一种进化的解剖特征[30]。Fahn 及 Zamski[20] 用实验说明了 Pinus halepenis 的茎干在受外界刺激(如压力、风、伤害、植物生长素等)影响下,在它们的木材中很容易形成受创伤的树脂道。它们在解剖结构上与正常的之间并无区别,所不同者仅在腔道的长度与分布的情况而已。从这一事实来看,Thomson 等的推断还是比较可取的。因此我们认为树脂道的与木射线管胞的进化,有着各自不同的历程。

六、总 结

关于裸子植物次生木质部的进化趋势,总结如下:

表 1　裸子植物次生木质部各种解剖成分发生时期表

Tab. 1. The occurrence of structural features in various geologic time



1. 梯纹管胞较具缘纹孔管胞为原始;

2. 不具孔塞的具缘纹孔对具孔塞的来说是一个比较古老的特征;

3. 在管胞壁上的具缘纹孔,其进化趋势是: 从数量较多、直径较小、多角形、密集地相互排列成多列,逐步进化为数量较少、直径较大、圆形、疏松地排列成单列或对列的二至多列;

4. 眉条是管胞壁上的一个进步特征;

5. 螺纹加厚在裸子植物中并不是一种进化的标志,而是一个比较原始的特征;

6. 木薄壁组织的进化趋势为从不具木薄壁组织进化到轮界星散地分布再进化到在整个生长轮中星散或星散聚合地分布;

7. 木射线管胞是一个原始的特征;

8. 树脂道在裸子植物次生木质部中并不是一个原始的特征,而是一种特化的产物;

9. 以上各种解剖成分在地质史上的发生时期如表 1 所述。

参 考 文 献

[1] 喻诚鸿, 1954: 次生木质部的进化与植物系统发育的关系。植物学报, **3**: 183—196。

[2] ———— (Yu, C. H.), 1948: Anatomy of the commercial timbers of Kansu. *Bot. Bull. Acad. Sinica*, **2**: 127—131.

[3] Arnold, C. A., 1929: On the radial pitting in Callixylon. *Amer. Jour. Bot.*, **16**: 391—393.

[4] ————, 1947: An introduction to paleobotany. New York & London.

[5] Bailey, I. W., 1925: Some salient lines of specialization in tracheary pitting. I. Gymnospermae. *Ann. Bot.*, **39**: 587—598.

[6] ————, 1933: The cambium and its derivatives. VII. Problems in identifying the wood of Mesozoic Coniferae. *Ann. Bot.*, **47**: 147—157.

[7] ————, 1953: Evolution of the tracheary tissue of Land plants. *Amer. Jour. Bot.*, **40**: 4—8.

[8] ———— & W. W. Tupper, 1918: Size variation in tracheary cells, I. A comparison between the secondary xylem of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proc. Amer. Acad. Arts & Sci.*, **54**: 149—204.

[9] Bannan, M. W., 1936: Vertical resin ducts in the secondary wood of Abietineae. *New Phytol.*, **35**: 11—46.

[10] Beck, C. B., 1960a: Connection between Archaeopteris and Callixylon. *Science*, **131**: 1524—1525.

[11] Beck, C. B., 1960b: The identify of Archaeopteris and Callixylon. *Brittonia*, **12**: 351—368.

[12] ————, 1962: Reconstructions of Archaeopteris, and further consideration of its phylogenetic position. *Amer. Jour. Bot.*, **49**: 373—382.

[13] ————, 1966: On the origin of gymnosperms. *Taxon*, **15**: 337—338.

[14] ————, 1970: The appearance of gymnospermous structure. *Biol. Rev.*, **45**: 379—398.

[15] ————, 1976: Current status of the Progymnospermopsida. *Rev. Paleobot. & Palynol.*, **21**: 5—23.

[16] Bierhost, D. W., 1960: Observations on tracheary element. *Phytomorph.*, **10**: 249—305.

[17] ————, 1971: Morphology of vascular plants. New York & London.

[18] Davis, P. H. & V. H. Heywood, 1963, Principles of angiosperm taxonomy. Edinburgh & London.

[19] Fahn, A., 1974: Plant anatomy, 2nd ed., Pergamon Press, Oxford.

[20]* ———— & E. Zamski, 1970: The influence of pressure, wind, wounding and growth substances on the rate of resin duct formation in Pinus halepensis wood. *Isr. J. Bot.*, **19**: 429—464.

[21] Frost, F. H., 1931: Specialization in the secondary xylem of dicotyledons. III. Specialization of lateral wall of vessel segment. *Bot. Gaz.*, **91**: 88—96.

[22] Greguss, P., 1955: Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy. Budapest.

* 原文未见到。

[23] Jain, K. K., 1976: Evolution of wood structure in Pinaceae. *Isr. J. Bot.*, **25**: 28—33.
[24] Jeffrey, E. C., 1905: The comparative anatomy and phylogeny of the Coniferales. Pt. 2. The Abietineae. *Bull. Boston Soc. Nat. Hist.*, **6**: 1—37.
[25] ————, 1908: Traumatic ray tracheids in Cunninghamia sinensis. *Ann. Bot.*, 22: 602.
[26] ————, 1917: The anatomy of woody plants. Chicago.
[27] Lepekhina, V. G. & A. A. Yatsenko-Khmelevsky, 1966: Classification and nomenclature of woods of Paleozoid pycnoxylic plants. *Taxon*, **15**: 66—70.
[28] Metcalfe, C. R. & L. Chalk, 1950: Anatomy of the dicotyledons. Oxford.
[29] Penhallow, D. P., 1907: A manual of the north American Gymnosperms. Boston.
[30] Radforth, N. H., 1948: Robert Boyol Thomson's morphological and phylogenetical studies bearing on gymnosperm taxonomy. *Bot. Gaz.*, **110**: 39—47.
[31] Scott, D. H., 1920—1923: Studies in fossil botany. 3rd ed. vols. 1—2. London.
[32] Seward, A. C., 1898—1919: Fossil plants. vols. 1—4. Cambridge.
[33] Thompson, W. P., 1910: On the origin of ray tracheids in Coniferae. *Bot. Gaz.*, **50**: 101—116.
[34] Thomson, R. B. & H. B. Sifton, 1925: Resin canals in the Canadian spruce (Picea canadensis Mill.). *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.*, **214**: 63—111.

EVOLUTIONARY TRENDS IN SECONDARY XYLEM OF GYMNOSPERMS

YU CHENG-HONG
(*South China Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

Basing on the evidence accumulated during the last few decades in the fields of plant anatomy and paleobotany, the present paper gives a summary in this regard as follows:

1. Scalariform tracheids are more primitive than pitted ones.

2. Torus on the membrane of a bordered pit-pair is a later evolved structure than none on it.

3. Fossil records show that the sequence of evolution in tracheary pitting is from the araucarian type to the coniferous one.

4. Tracheids without crassulae precede those with them.

5. Presence of spiral thickenings on tracheid walls does not show an advanced phenomenon, as in angiosperms, but a conservative one.

6. Absence of wood parenchyma is primitive; sporadically terminal diffuse represents the primitive type of its distribution; diffuse and diffuse in aggregates distributed throughout a growth ring are advanced and more advanced.

7. Ray tracheids have been observed even in Silurian specimens, it may be better to regard them as primitive rather advanced.

8. Resin canals have never been found in Paleozoic fossils but in Mesozoic ones. They are not so primitive as Jeffrey[26] suggested.